

〔総説〕 松本歯学 13 : 279~291, 1987

Key words : 咀嚼筋 — 筋収縮 — 組織化学

## 咀嚼筋の生理—最近の知見から—

野村浩道

松本歯科大学 口腔生理学教室 (主任 野村浩道 教授)

### Advances in Physiology of Masticatory Muscle

HIROMICHI NOMURA

*Department of Oral Physiology, Matsumoto Dental College  
(Chief : Prof. H. Momura)*

#### Summary

In order to review recent advances in the physiology of masticatory muscle in human beings and in other mammals, more than 50 scientific papers were collected and summarized. Enzyme histochemical studies carried out on human masticatory muscles showed that human masticatory muscles consist basically of three types of muscle fibers: fast-twitch-fatiguing (FF type), fast-twitch-fatigue-resistant (FF type), and slow-twitch-fatigue-resistant (S type) muscle fibers. It was also shown that the FF type muscle fiber have a smaller diameter than the S type muscle fibers, indicating the degeneration of masticatory muscles in human beings. Comparison of muscle fiber types of masseter muscles in various mammals indicated that all the muscle fibers of ruminant masseter are S type and those of rodent masseter are F type, while omnivores and carnivores have all three types of muscle fibers. This indicates that human masticatory muscles have adapted as an omnivore. Recent electromyographic studies on masticatory muscles, especially carried out by the use of fine wire electrode, revealed that the superior head of the lateral pterygoid muscle contracts during jaw closing phase to regulate the position of the articular disc and that the balancing side of the medial pterygoid muscle contracts to regulate the position of the lower jaw.

## はじめに

顔面一口腔領域は、解剖学的構成が複雑であるため、生理学的な感覚機能や運動機能もまた複雑になり、下顎運動のしくみの解明は未だ遠しの感がある。しかしながら、一步一步ではあるが研究は着実に進行しており、うっかりしていると、そ

の成果に気がつかないことも少なくない。そこで、下顎運動の主役である咀嚼筋で、現在どのようなことが研究され、またどのようなことが分っているかを、文献を集めて調べてみようと考えた。文献検索に用いた key words は、咀嚼筋、筋収縮および組織化学である。出力された約200篇の論文から約50篇を選んで、本総説を纏めることとした。

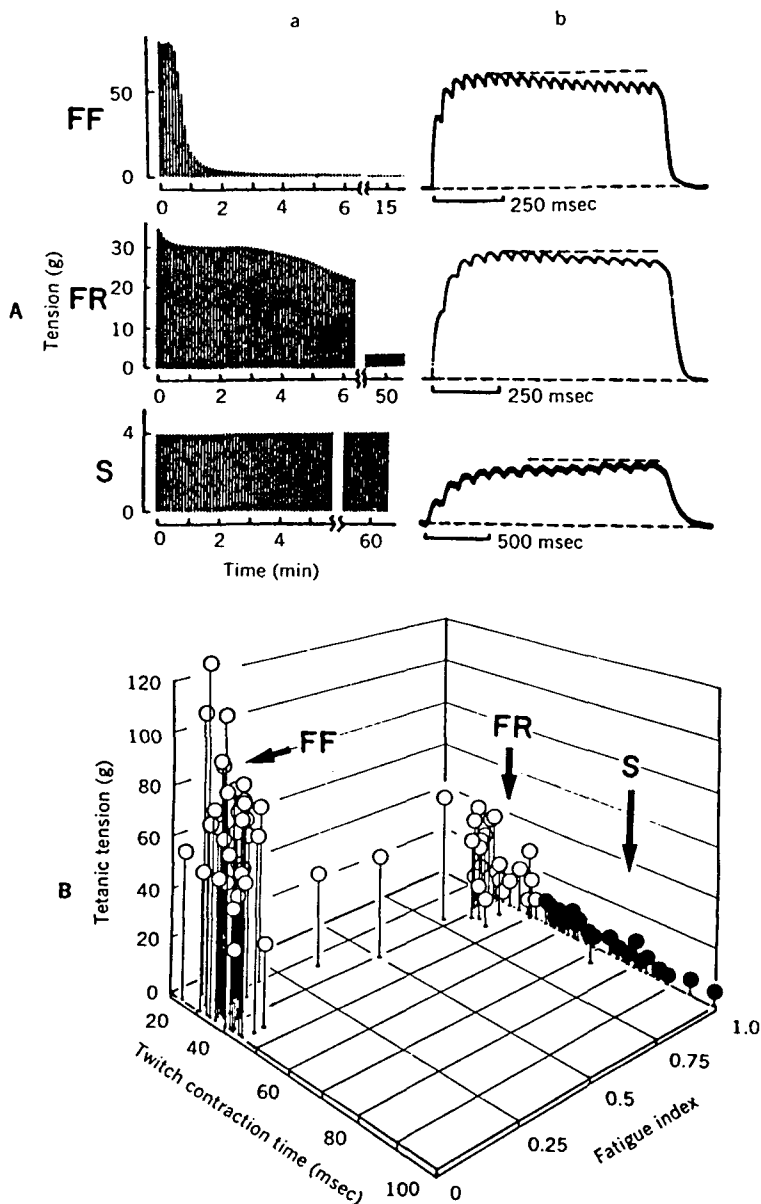


図1：ネコ腭腹筋の運動単位 (Brooks, 1986 より)

### 骨格筋の筋線維構成とその意義

身体の平衡を保ち、姿勢を維持し、運動を行う働きは、体性運動機能とよばれ、骨格筋の収縮によって行われる。このうち、身体の平衡を保ち、姿勢を維持する働きでは、筋肉は一定の張力を長時間持続して発生し続けねばならない。これに対し、素早い運動を行う場合、筋肉は大きな力を短時間に発生せねばならない。下顎運動も、下顎安静位を維持するには、下顎安静位が姿勢位ともよばれることから分かるように、咀嚼筋を持続的に収縮させねばならないし、言語運動や咀嚼運動などでは、これよりも速く咀嚼筋を収縮させねばならない。この2つの、あるいはそれ以上の異なる働きを有するため、多くの骨格筋は性質の異なる数種類の筋線維を含んでいる<sup>19)</sup>。

ヒトを含む哺乳動物の骨格筋は基本的には3種類の筋線維から構成されている。すなわち、白筋(A型、II B型、FF(fast-fatiguing)型)線維は、ミトコンドリアやミオグロビンが少なく疲労し易くて持続的収縮には不向きだが、反面解糖系酵素やミオシンATPアーゼ活性が強く、素早く強い収縮をすることができ、相動的な運動を司どるのに適している。赤筋(C型、I型、S(slow)型)線維は、ミトコンドリアが密に筋線維全体に均一に分布しており、ミオグロビン量も多く、疲労しにくい筋線維で緊張を司どる。そして、中間型(B型、II A型、FR型(fast-fatigue-resistant)型)線維は、ミトコンドリアが筋線維の周辺部に比較的多く分布するが、ミオシンATPアーゼ活性も比較的強く、持続的運動を司どる<sup>5,19,20)</sup>。図1は、Brooks<sup>5)</sup>の著書から引用したもので、3種類の筋線維の収縮特性をよく示している。すなわち、FF型線維は単収縮の収縮時間も強縮の持続時間も短い、大きな収縮力を発揮することが出来、一方、S型線維は大きい収縮力を発揮出来ない反面、単収縮の収縮時間も強縮の持続時間も長い。

これら3種類の筋線維は、酵素組織化学的に検出することができる。ミオシンATPアーゼには2種類あり、酸(pH4.35)で失活するアルカリ安定性ミオシンATPアーゼと、アルカリ(pH10.4)で失活する酸安定性ミオシンATPアーゼとがある。このうち白筋(A型、II B型、FF型)線維のミオシンATPアーゼはアルカリ安定性であり、

赤筋(C型、I型、S型)線維のそれは酸安定性である。ミトコンドリアの標識酵素であるコハク酸脱水素酵素(SDHアーゼ)活性は、赤筋線維で強く、白筋線維で弱い。一方、解糖系の標識酵素であるホスホリラーゼ活性は逆に白筋線維で強く、赤筋線維で弱い<sup>17)</sup>。

Barany<sup>21)</sup>は、アクチンとCaイオンによって賦活されるミオシンATPアーゼ活性は、種々の動物から摘出した種々の筋肉において、その筋肉の等尺性収縮の持続時間に逆比例し、等張性収縮の収縮速度に比例することを示した。図2は、Barany<sup>21)</sup>の論文の表をグラフに書き直したものであるが、ミオシンATPアーゼ活性と収縮速度とが比例していることが分かる。

本総説では、上述の酵素組織化学によって明らかとなった咀嚼筋の筋線維構成とその意義についていくつかの論文を紹介する。

### ヒト咀嚼筋の筋線維構成

ヒトの咀嚼筋の筋線維構成を酵素組織化学的に調べた研究は、スウェーデン、ウメア大学のRingqvist<sup>33-37)</sup>およびEriksson<sup>9-12)</sup>のものと、フランス、マルセーユチモネ病院のVignon<sup>43)</sup>とSerratrice<sup>38)</sup>のものとがある。ここでは、それら2研究施設で行われた研究を紹介することにする。

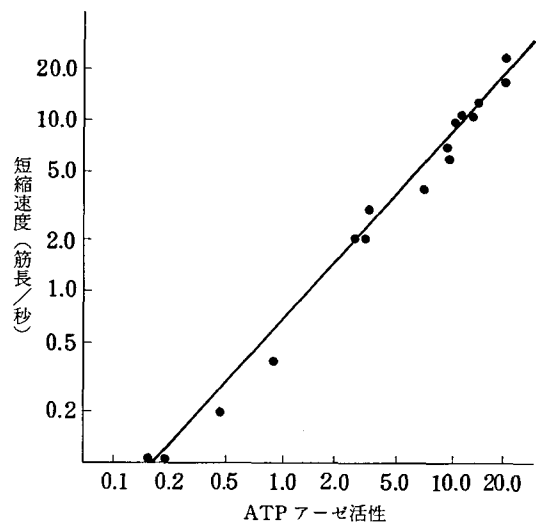


図2：種々の筋肉におけるミオシンATPアーゼ活性と短縮速度との関係  
グラフ内の16の点は16種類の筋肉における値を示す (Barany, 1967 より)

る。

実験に用いた筋肉は、Ringqvist は患者から Biopsy によって入手したものも使用しているが、Vignon らは、死後24時間以内のものを、Eriksson らも死後3日以内のものをを用いている。SDH アーゼの方がミオシン ATP アーゼより速く劣化するが、死後3～4日までは室温に置かれていた筋肉でも使用できるらしい<sup>11)</sup>。

摘出した筋は、液体窒素で冷却したイソペンタンで凍結し、 $-20^{\circ}\text{C}$ でクリオスタットで $8-10\mu\text{m}$ 程度の切片にする。ミオシン ATP アーゼ活性は pH9.4 でインキュベートして検出するが、pH10.4 でブレインキューベートするとアルカリ安定性 ATP アーゼ活性が、pH4.35 以下でブレインキューベートすると酸安定性 ATP アーゼが検出できる。また、SDH アーゼ活性などでミトコンドリア由来の酸化酵素が検出できる。

#### 1. 筋線維の太さ

ヒト咀嚼筋の特徴の一つとして、速筋線維 (II 型, F 型線維) は、四肢や軀幹の速筋線維に比べて細く、遅筋線維 (I 型, S 型線維) より細いことが挙げられている。また、筋線維の直径のばらつきも速筋線維では大きい。Vignon ら<sup>43)</sup>、Ringqvist<sup>34)</sup> および Eriksson<sup>11)</sup> の咬筋浅部のデータによると、FF 型線維の直径は S 型線維の直径の半分位しかない。ただし、Serratrice ら<sup>39)</sup> によると、咬筋深部では、その差はあまり大きくないという。

表1は、各咀嚼筋について、Vignon ら<sup>43)</sup> と Eriksson<sup>11)</sup> のデータを表にしたものである。咬筋だけでなく、側頭筋、内側翼突筋、外側翼突筋および

顎舌骨筋でも、FF 型線維の方が S 型線維より細いことがわかる。しかし、顎二腹筋ではこの関係が当てはまらない。また、外側翼突筋ではその差は顕著ではない。

この点について、Eriksson<sup>11)</sup> はつぎのように考察している：ヒトの FF 型線維が細いのは、ヒトの食事が文明の発展に伴って次第に調理した柔ら

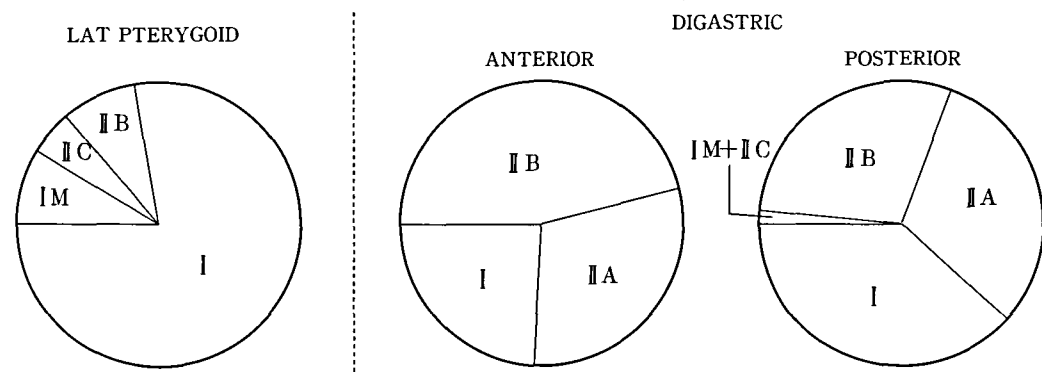
表1：ヒト咀嚼筋線維の太さ

筋の種類	平均直径 ( $\mu\text{m}$ )					
	Vignon ら			Eriksson		
	S	FR	FF	S	FR	FF
側頭筋	35.0	34.0	18.3	44.0	37.5	26.3
咬筋	38.4	34.2	16.1	43.9	39.1	24.5
内側翼突筋	29.3	25.8	16.4	42.0	—	32.3
外側翼突筋	40.6	30.8	18.6	42.1	—	36.8
顎二腹筋	—	—	—	40.9	45.9	42.5
顎舌骨筋	34.4	33.0	19.2	—	—	—
上腕二頭筋	—	—	—	66.2	15.3	71.1

II C および I M 線維については省略。

表2：ヒト咀嚼筋の筋線維構成

	平均筋線維数 (%)		平均断面積 (%)			
	Vignon ら		Eriksson ら			
	S	FR	FF	S	FR	FF (IM, II C)
側頭筋	37	1	62	74.3	—	20.6
咬筋	41	5	54	70.2	4.9	20.5
内側翼突筋	37	7	56	78.6	—	15.9
外側翼突筋	39	12	49	81.3	—	8.2
顎二腹筋	—	—	—	34.2	27.3	37.6
顎舌骨筋	40	9	51	—	—	—



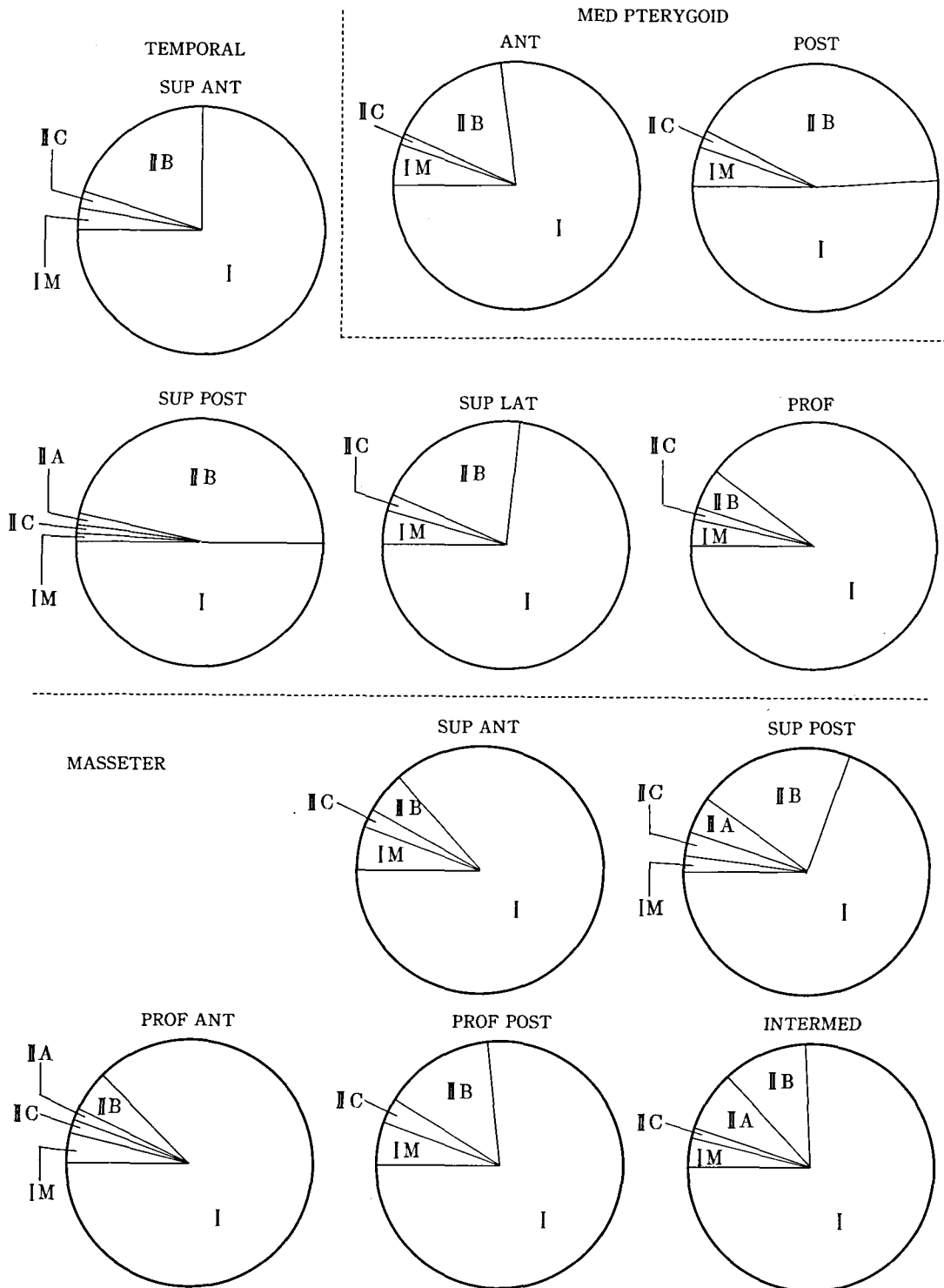


図3：ヒト咀嚼筋各部の筋線維構成 IはS型, II AはFR型, II BはFF型線維を示す  
 I MとII Cは基本型に属さない線維 (Eriksson, 1982 より)

かいものになり、大きい咬合力を必要としなくなった結果であり、一方、顎二腹筋のFF型線維が軀幹や四肢の筋肉と同じようにS型線維より太いのは、開口筋であるため咬合力とは直接的関係がなく、退化しないまま残っているためである。

## 2. 筋線維構成

表2に示すごとく、各咀嚼筋を構成するS型、FR型およびFF型線維は、数ではFF型線維が多いが、FF型線維の直径が小さいため、総断面積ではS型線維の占める面積が、顎二腹筋および内側翼突筋後部を除き、全体の70%以上を占めている。このことは、ヒト閉口筋が咬断や粉碎を行う筋肉というよりは、臼磨運動に適した筋肉として適応していることを示す。

図3は、Eriksson<sup>11)</sup>の論文から引用した各咀嚼筋各部の筋線維構成を示す円グラフであるが、部位によって筋線維構成がかなり異なることがわかる。また、内側翼突筋、咬筋および側頭筋では、後部の方が前部よりFF型線維の占める面積が大きい。また、彼はヒト咀嚼筋の特徴の一つとして、FF(II B)型、FR(II A)型およびS(I)型以外に、この図に示すごとく、II C型およびIM型と呼ぶべき異なるタイプの筋線維を含むことを挙げている。

Serratrice<sup>38)</sup>は、咬筋はヒトでは3部からなるので、それぞれについて筋線維の直径を調べた

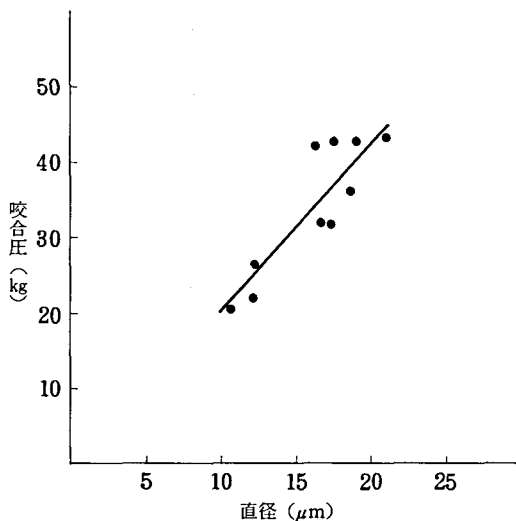


図4：咬合圧と速筋(FF型とFR型)線維の直径の関係(Ringqvist, 1973より)

ところ、浅部ではII型線維の直径はかなり小さいが、中間部や深部ではそれほど小さくはないと報告している。これらの事実は、一つの咀嚼筋でも部位によって働きに差異があることを示している。

## 3. 筋線維構成および線維直径に影響する因子

Ringqvist<sup>34,36,37)</sup>およびVignon<sup>43)</sup>は、いろいろな条件における咬筋筋線維構成ならびに筋線維の太さの変化を調べている。

咬合圧：Ringqvist<sup>34)</sup>は10名の正常被験者(男性2名、女性2名、18~33才)について、最大咬合圧と咬筋浅部の筋線維直径との関係を調べ、S型線維とは相関が認められないが、F型線維とは高い相関のあることを見出した。図4は、そのことを示すグラフで、回帰直線は、

$$y = 2.42x - 4.8$$

である。

義歯：Ringqvist<sup>37)</sup>は、全部床義歯装着者11名について、義歯の装着状況と側頭筋筋線維の太さとの関係を調べたところ、S型、F型とも筋線維の直径には正常歯列保持者と義歯装着者の間で顕著な差異は認められないが、義歯装着者ではF型線維の数が少なく、S型線維数/F型線維数は、正常者で0.56、義歯装着者で1.75と反対になっていた。つまり、義歯装着者ではF型線維の数が減少しており、大きい咬合力を発揮できないようになっているというのである。

年齢：Vignon<sup>43)</sup>によると、ヒトの新生児では、すべての咀嚼筋筋線維は10μm程度で、S型とF型で線維の太さに差はなく、成長するに従って次第に差が生じるという。彼らは、成長するに従っ

表3：各種哺乳動物の白筋および赤筋線維の数の割合

	白筋(II, F型) 線 維	赤筋(I, S型) 線 維
ウ シ	0	100
ヒツジ	0	100
アカゲザル	55	45
ヒ ト	59	41
ミニブタ	76	24
イヌ	81	19
ネコ	92	8
ラット	100	0
モルモット	100	0
ハリネズミ	100	0

て固いものを食べるようになるため、FF型線維が次第に太くなると考えている。

### 哺乳動物咀嚼筋の筋線維構成

哺乳動物咀嚼筋の筋線維構成を酵素組織化学的

に調べた研究は、アカゲザル<sup>28,29)</sup>、ネコ<sup>4,15,39,41)</sup>、ウサギ<sup>52)</sup>、ラット<sup>1,39,51)</sup>、ブタ<sup>35)</sup>、モルモット<sup>27,39)</sup>、ハリネズミ<sup>24)</sup>、ヒツジ<sup>39)</sup>、ウシ<sup>39)</sup>、イヌ<sup>39)</sup>などを挙げる事ができる。これらの動物の筋線維も、ヒトと同じくS型、FR型およびFF型の3種類に

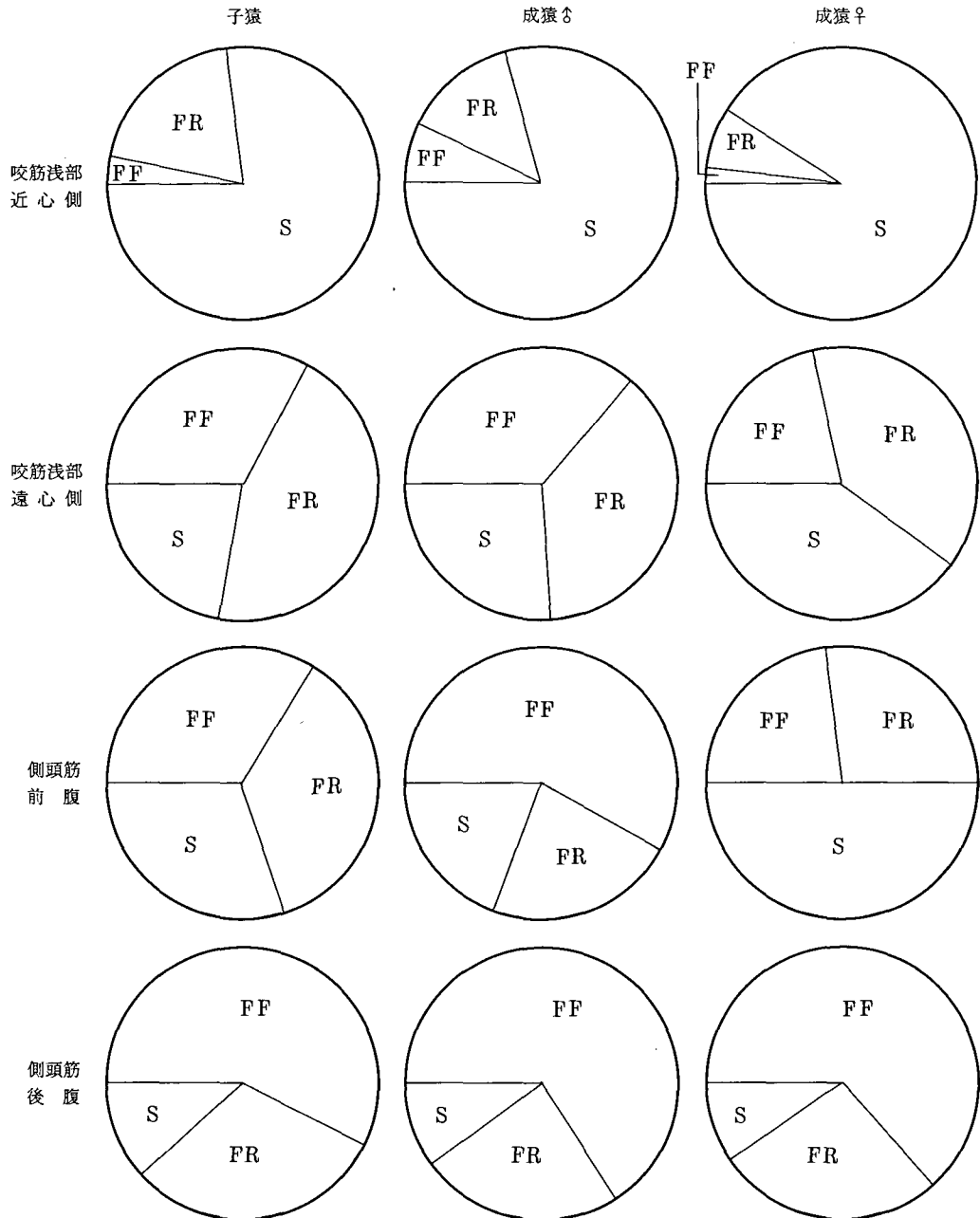


図5：アカゲザル咬筋および側頭筋の筋線維構成 (Maxwell ら, 1979より)

区分できる。これらの動物を用いた研究では、ヒトで行うことが困難ないろいろの実験を行っているものが少なくない。

### 1. 各種哺乳動物咬筋の比較

Suzuki<sup>39)</sup>は、牛、羊、豚、犬、モルモットおよびラットの咬筋の筋線維構成を比較している。牛と羊の咬筋は酸安定性ミオシンATPアーゼとミトコンドリア酸化酵素（NAD+酸化還元酵素（HBOX）など）の活性が強く、アルカリ安定性ミオシンATPアーゼ活性の弱い赤筋線維（I型，S型）のみからなる。モルモットとラットは反対にアルカリ安定性ATPアーゼ活性の強い白筋線維（II型，F型）のみからなっている。これに対

し、ミニチュア豚と犬では両線維が混在している。表5は、アルカリ安定性ATPアーゼ活性を示すF型線維と、活性を示さないS型線維の数の割合を、Lindman<sup>24)</sup>およびEriksson<sup>11)</sup>のデータを加えて示したものである。上述の関係がはっきりと示されている。

Suzuki<sup>39)</sup>は、このように咬筋を構成する筋線維が草食動物である牛と羊、雑食または肉食動物である豚と犬および齧歯類のモルモットとラットで異なるのは、食性の違いにより咬筋の働き方が異なるためと考えている。すなわち、咀嚼頻度をこれら動物で比較してみると、牛や羊はヒトより少なくそれぞれ40~70回/分と70~90回/分、ミニ

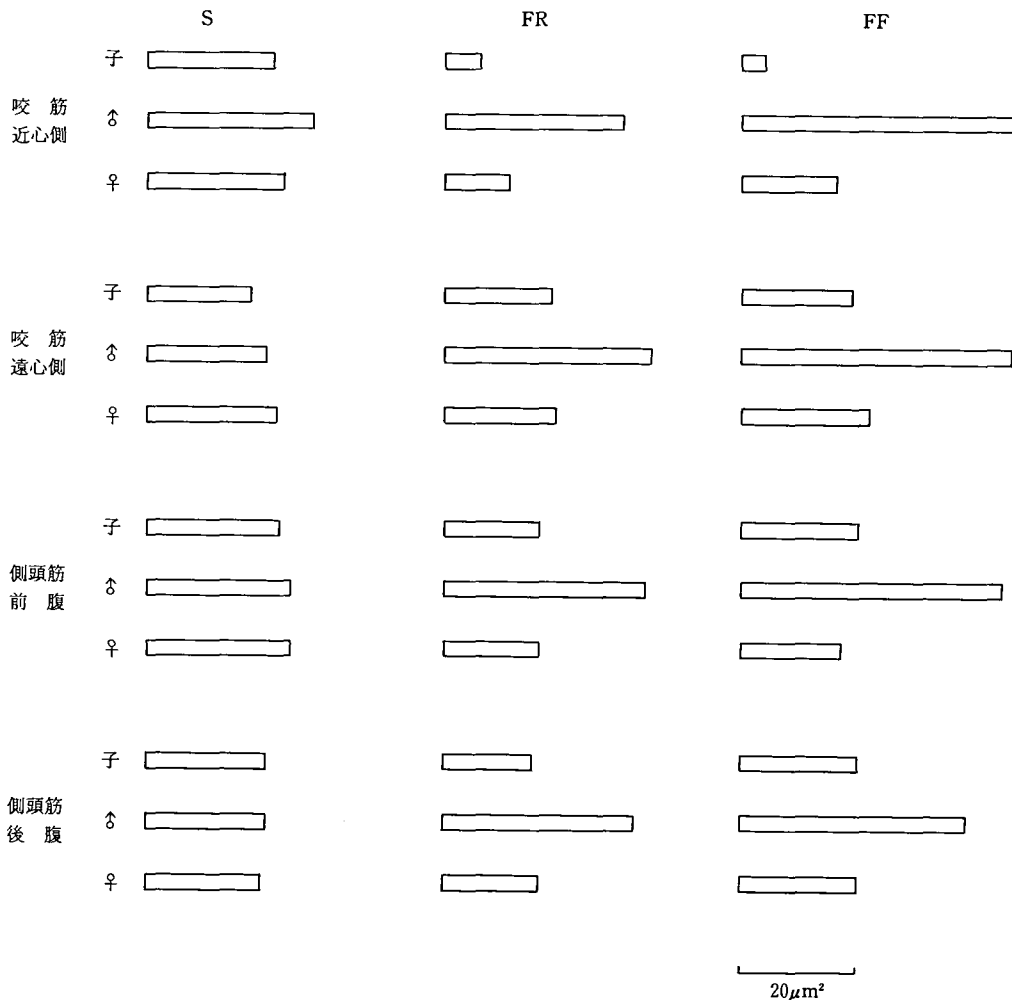


図6：アカゲザルの咬筋および側頭筋筋線維の平均断面積（Maxwellら，1979より）



チュア豚で180回/分だが、モルモットやラットはこれより高い頻度である。Barany (1969)によると、ミオシンATPアーゼ活性と収縮スピードは比例するので、モルモットやラットの咬筋は全部収縮スピードの速い、ミオシンATPアーゼ活性の高い白筋線維であり、逆に牛や羊ではゆっくり噛むだけでなく、1日に4~9時間、牛で17,000~27,000回/日、羊で24,000~39,000回/日も噛むため、すべての筋線維が疲労しにくい赤筋線維になっているというのである。

## 2. アカゲザルの筋線維の太さと筋線維構成

Maxwell ら<sup>28,29)</sup>は、アカゲザルの咬筋浅部の近心側と遠心側および側頭筋の前腹と後腹の筋線維構成を、成猿の雌雄と子猿で比較し、雌雄、老若の違いで筋線維構成も線維の太さも大きく異なることを示した。図5は、筋線維構成をしめすグラフで、図6は、筋線維の太さを調べた彼らのデータを線グラフに書き直したものである。咬筋浅部近心側だけがヒトと同じくS型線維が70%以上を占めているが、他は50%以下である。また、ヒトではS型線維の方がFF型線維より太いという点も雄ザルについては当てはまらず、雄ザルではFF型線維の平均断面積は、S型線維の平均断面積の2倍近くある。

Vignon ら<sup>43)</sup>およびEriksson<sup>11)</sup>は、ヒトの咀嚼筋の特徴として、相動性収縮を行うF型線維が持続性収縮を行うS型線維より細いことを挙げたが、同じ霊長類のアカゲザルの雄ではFF型線維の方がS型線維より太い。このことは、ヒトのFF型線維がS型線維より細いことは、必ずしも咀嚼筋の本来の特性ではないことを示している。雄ザルと雌ザルで食べるものが異なるとは考えられないので、雄ザルにおけるFF型線維の発達雄ザルが口を武器として使用するため、絶えず強く噛む訓練をしているためであろう。

## 3. 動物を用いた実験的研究

Tamari ら<sup>40)</sup>、Taylor<sup>41)</sup>およびGorniak<sup>15)</sup>は、ネコの咬筋および側頭筋を用いて、筋線維のタイプと収縮特性あるいは筋活動時間との間に相関がみられるかどうかを検討している。咬筋も側頭筋もS型線維は僅かしか含まれておらず、収縮特性も筋電図活動も速筋の特性を示したが、Tamari ら<sup>40)</sup>によると、短縮速度は咬筋の方が側頭筋より速いにも拘らず、咬筋の方がFR型およびS型線

維が多いので、Henneman and Olson<sup>20)</sup>の唱えた筋線維のタイプと収縮特性の関係、すなわちFF型、FR型およびS型線維の順で短縮速度が小さくなるという関係は成立しないと述べている。しかしTaylor ら<sup>41)</sup>のデータによると、FR型およびS型線維の占める面積は咬筋で10%、側頭筋で28%であり、側頭筋の方が大きいという。この点は今後検討し直す必要があろう。

Akagawa ら<sup>1)</sup>は、ラットを用いて咬筋深部の筋線維が咬合挙上によって2ヶ月間にどのように変化するかを調べた。彼らによると、FF型線維ではSDHアーゼ活性にもホスホリラーゼ活性にも大きい変化はみられなかったが、FR型とS型では変化が起こり、両酵素活性も変化したという。

盛<sup>52)</sup>は、ウサギ咬筋で同様な実験を行っているが、1ヶ月後FF型およびFR型線維のSDHアーゼ活性が高まって、筋線維の分類が困難になったと述べている。これら両研究グループの結果の相違がどのような原因によるかは不明である。

井関<sup>51)</sup>は、ラットの片側臼歯を抜歯して咬合変化を与え、筋線維変性の様子を観察し、SDHアーゼ活性の一部脱落と共にミトコンドリアの膨化の生じることを見ている。

## 咀嚼筋の活動様式

下顎運動における咀嚼筋の活動様式については、現在のところ、十分に解明されているとはいえない。その原因の一つは、下顎運動に関与する筋肉の種類が多すぎることで、咬筋、側頭筋、内側翼突筋、外側翼突筋などの咀嚼筋のほか、顎二腹筋、顎舌骨筋、頤舌骨筋などの舌骨上筋も大きく下顎運動に関与しているし、さらに咬筋の深部と浅部、側頭筋の前腹と後腹、外側翼突筋の上頭と下頭もそれぞれ異なる働きをしているからである。また、下顎にはこれらの筋が左右一対ずつ付いていることも咀嚼筋活動の解明をより複雑にしている。いま一つは、これらの咀嚼筋や舌骨上筋のうち、表在性の咬筋浅部、側頭筋および顎二腹筋については、皮膚電極を用いた筋電図法によってその活動を調べることが出来るが、深部に存在する咬筋深部や内外翼突筋については、皮膚電極を用いることが出来ないため、筋電図法は最近まではほとんど用いることができなかったからであ

る。注射針電極を用いる方法は、痛みを伴うという致命的な欠陥を有しており、ほとんど利用されていない。ところが、近年、直径数 $10\mu\text{m}$ 程度のごく細い金属線を注射針を用いて筋肉に刺入し、注射針を抜き取って細い金属線を筋肉内に残しておくという新しい方法が登場した。図7にBasmajianら<sup>3)</sup>の論文の図を示す。この方法だと、痛みをほとんど感じない状態で筋電図を導出できるので、患者にも用いることができ、咀嚼運動中の内側翼突筋や外側翼突筋の働きが次第に明らかになってきた。

この章では、この方法によって明らかとなった内側および外側翼突筋の活動様式を中心にいくつかの新しい知見を紹介する。

### 1. 内側翼突筋

Moller<sup>3)</sup>は、fine wire electrodeが開発される以前、注射針電極を用いて、咀嚼運動における内側翼突筋や外側翼突筋の筋電図を導出している。閉口動作でもっとも早く活動し始めるのは平衡側内側翼突筋で、他の閉口筋に30—60ms先行して活動し始めるという。つぎに活動するのは、ゆっくり1回噛むときは、作業側側頭筋前腹と作業側内側翼突筋がほぼ同時に活動を開始するが、リンゴを自然咀嚼するときには、作業側内側翼突筋の方が作業側側頭筋前腹に10—40ms先行して活動を開始するという。

最初にfine wire electrodeを用いて内側翼突筋筋電図と顎運動を同時記録したのはHannam and Wood<sup>18)</sup>である。彼らによると、作業側では、内側翼突筋は最大開口時以前、すなわち閉口相に

入る前に、咬筋にはほぼ一致し、側頭筋にやや遅れて活動するが、平衡側では、中心咬合位付近で側頭筋の活動がもっとも上っている頃に逆に活動が低下すると述べている。また彼らは、下顎の上下運動のみでは内側翼突筋はほとんど活動しないことも観察しており、内側翼突筋の役割は、閉口動作を行うことよりは、咀嚼運動時の閉口相において中心咬合位の方へ前方および内側方運動を行うことであると結論した。

その後、Wood<sup>16)</sup>は患者12名についてこの点を詳しく調べた。それによると、作業側の内側翼突筋の最大活動は、患者全員が中心咬合位に達する以前40msから以後20msにあり（平均は10ms以前）はほぼ閉口筋として活動していたが、平衡側では、12名中4名は同側と似た活動の様相を示したものの、残りの8名中4名は開口相の終り頃活動が始まり、閉口相の始め1/3で最大に達し、その後は減少してしまうという活動様式を示した。この開口相の終り頃に活動が始まるグループでは、閉口相に中心咬合位に向かう前方および内側方への下顎の動きがみられた。あとの残り4名中3名は終止活動が弱かった。彼らは、平衡側内側翼突筋の役割は、やはり下顎を中心咬合位へもってくるであろうと述べている。

### 2. 外側翼突筋

筋肉の走向などの解剖的知見から、古くからこの筋肉は下顎の前方、内側方および開口運動を行い、おもに上頭は顎頭の蝶番運動を、下頭は滑走運動を行うと考えられてきた<sup>8)</sup>。生理学的にも、Moyers<sup>31)</sup>や河村<sup>50)</sup>は、注射針電極による筋電図の

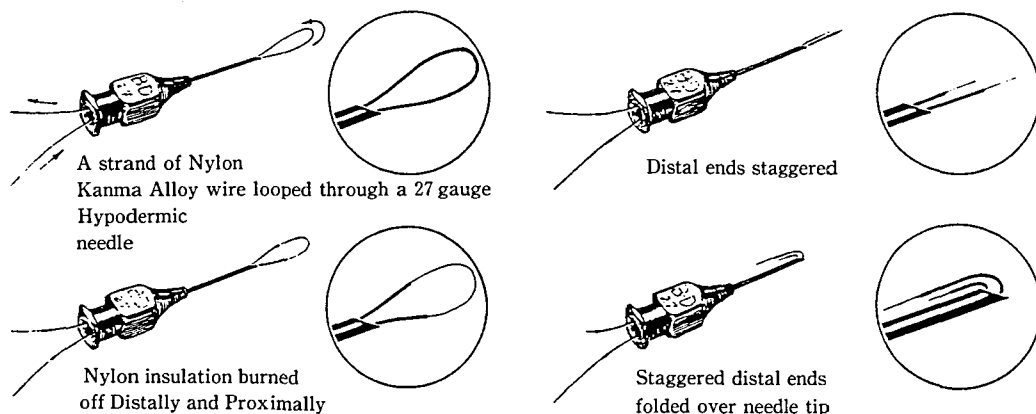


図7：fine wire electrodeの作り方（BasmajianとStecko, 1962より）

知見から、この筋肉は開口筋であると定義しており、開口動作において顎二腹筋より先に活動することから、小さい開口はこの筋肉によって、大きい開口は顎二腹筋などの舌骨上筋によって行われると述べている。しかし、Carlsoo<sup>7)</sup>は、外側翼突筋が開口相、閉口相の両相で活動することを報告しており、McNamara<sup>26)</sup>は、アカゲザルで、両頭が独立して活動するのを見ている。

外側翼突筋の活動様式が最近までよく分からなかったのは、内側翼突筋と同じく深部にあるためであるが、神山<sup>49)</sup>は、fine wire electrode 開発以来、注射針電極を用い、頭部 X 線規格写真で電極の位置を確かめながら外側翼突筋上頭および下頭の筋電図を導出し、下頭は開口、前突、内側方運動で、上頭は閉口、後退、外側方運動で活動することを見出している。外側翼突筋上頭が閉口相で活動することは、その後 Gross and Lipke<sup>16)</sup>、Mahan ら<sup>25)</sup>、Gibbs ら<sup>14)</sup>、Juniper<sup>22)</sup>、Wood ら<sup>47)</sup>その他によって確かめられている。例えば、Mahn ら<sup>25)</sup>は、9 名の患者で外側翼突筋の活動を調べ、この内 7 名は上頭と下頭がお互いに反対相で活動し、2 名は共に開口相で活動するというデータを得たが、彼らは、この 2 名は上頭に電極が入らなかったためと考え、このデータを除いている。彼らのデータによると、噛みしめ動作中の上頭の活動は、中心咬合位より後退位の方が大きい。このことは、外側翼突筋上頭の働きが、閉口相における顎頭および関節円板の過度の後退を防ぐことであることを示唆している。

Gibbs ら<sup>14)</sup>は、外側翼突筋上頭の活動時期を、咬筋、内側翼突筋、側頭筋および顎二腹筋の活動時期と比べ、外側翼突筋のみならず、すべての筋肉が下顎の定位に関与し、例えば、中心咬合位で噛みしめを行う場合、全部の筋肉が大なり小なり活動し、いわゆる協調的活動 (coactivation) すると述べている。

Juniper (1984) は、顎関節症患者の外側翼突筋活動を調べ、正常者では下頭は開口相で活動するが顎関節症患者では閉口相で活動することを見だしている。彼はその理由として、外傷性に顎関節包内の靱帯に損傷または切断が起こると、外側翼突筋上頭の収縮力と靱帯の吸引力のバランスがくずれ、関節円板の移動が大きくなって顎頭との位置関係を正しく保つことができなくなり、関節

円板のクッションの作用が無くなってしまうので、下頭が活動して顎頭の位置を調節するというのである。

### 3. 側頭筋

Wood<sup>40)</sup>は、側頭筋の浅層と深層の役割の違いについて記載している。側頭筋前腹のうち浅層の筋線維はやや外上方へ走向しており、一方、深層の筋線維はやや内上方へ走向している。この走向の違いに関しては、深層と浅層の筋線維が同時に収縮するとの説 (Gans and Bock, 1965)<sup>13)</sup>といろいろの方向に働く多くの運動単位が別々に収縮するとの説 (Herring et al, 1979)<sup>21)</sup>とあるが、彼が 7 名の患者でそれぞれ上下、前突、後退などの下顎運動を行わせ、深層と浅層から筋電図の同時記録を行ったところ、両者の活動が常に一致していたのは 1 名のみで、2 名は 1 つの動作で、3 名は 3 つの動作で、1 名は 4 つの動作で深層と浅層の活動の大きさが一致していなかった。そこで、深層と浅層はあるときは同時に収縮するが、多くの場合は、Herring et al.<sup>21)</sup>の説のごとく別々に収縮すると結論した。

Yemm<sup>48)</sup>は、安静時における咬筋と側頭筋の活動を 32 名の患者について調べたが、Ramfjord and Ash<sup>32)</sup>のいうようには、安静位では咬筋にも側頭筋にも活動はみられなかったと述べている。しかし、本人もこの点は今後検討の要があるとしている。

### 4. 咀嚼運動における各咀嚼筋の活動様式

従来から分かっている知見に上述の知見を加えると、咀嚼サイクルにおける各咀嚼筋の活動様式は次のようになる。

開口相：咀嚼サイクルは中心咬合位に始まるが先ず、作業側外側翼突筋下頭の活動が始まり、平衡側の同筋の活動が少し遅れて始まる。それら 2 筋の活動は開口相中続く。顎二腹筋も同様に開口動作中活動が持続する。

閉口相：最大開口時、外側翼突筋下頭の活動は停止し、平衡側内翼突筋および平衡側咬筋浅部が活動し出す。平衡側内翼突筋の活動は通常は中等度だが、人によっては弱い<sup>47)</sup>。最大咬合より 2—3 mm 開口している時点で、側頭筋前・後腹、咬筋浅・深部共活動し始める。このとき作業側内翼突筋も一緒に活動する。外側翼突筋上頭の活動時期についてはよくわかっていない。

臼磨相：閉口筋の活動は臼磨相に入って20—30 msで最大に達し、最大咬合時よりは急に低下する。臼磨相の始めの頃、平衡側内側翼突筋の活動は一貫最小となるが、臼磨相の途中で再び活動が上昇することもある。

以上をまとめると、両側の咬筋深部と側頭筋前腹および作業側の咬筋浅部と内側翼突筋は主に閉口筋として働くが、平衡側の咬筋浅部と内側翼突筋は、下顎の定位に働き、外側翼突筋も、下顎は主に開口、前突、内側方運動に働くが、上顎は主に顆頭と関節円板の定位に働くといえる。

### References

- 1) Akagawa, Y., Nikai, H. and Tsuru, H. (1983) Changes in the pattern of SDH and PhR staining in fibres of rat masseter muscle following long-term functional stretch. *Archs. oral. Biol.* **28**: 447—451.
- 2) Barany, M. (1967) ATPase activity of myosin correlated with speed of muscle shortening. *J. gen. Physiol.* **50**: 197—218.
- 3) Basmajian, J. V. and Stecko, G. (1962) A new bipolar electrode for electromyography. *J. Appl. Physiol.* **17**: 849.
- 4) Bosley, M. A., Cody, F. W. J. and Taylor, A. (1972) The correlation of histochemistry and speed of contraction in cat jaw muscles. *J. Physiol.* **224**: 92—94.
- 5) Brooks, V. B. (1986) The neural basis of motor control. 1st ed. p. 61. Oxford University Press, New York, Oxford.
- 6) Burke, R. E., Levine, D. N., Tsuris, P. and Zajac, F. E. (1973) Physiological types and histochemical profiles in motor units of the cat gastrocnemius. *J. Physiol.* **234**: 723—748.
- 7) Carlsoo, S. (1958) Motor units and action potentials in masticatory muscles. An electromyographic study of the form of the action potentials and an anatomic study of the size of the motor units. *Acta morph. neerl. Scand.* **2**: 13—19.
- 8) Chissen, C. (1906) Ueber die oeffnungsbewegung des Unterkifers und die Beteiligung der ausseren Pterygoidmuskeln bei derselben. *Arch. Anat. u. Entwicklungsgesch.* **65**: 41—67.
- 9) Eriksson, P. O., Eriksson, A., Ringqvist, M. and Thornell, L. E. (1981) Special histochemical muscle-fibre characteristics of the human lateral pterygoid muscle. *Archs. oral. Biol.* **26**: 495—507.
- 10) Eriksson, P. O., Eriksson, A., Ringqvist, M. and Thornell, L. E. (1982) Histochemical fibre composition of the human digastric muscle. *Archs. oral. Biol.* **27**: 207—215.
- 11) Eriksson, P. O. (1982) Muscle-fibre composition of the human mandibular locomotor system. *Swedish Dental Journal.* **12**: 7—44.
- 12) Eriksson, P. O. and Thornell, L. E. (1983) Histochemical and morphological muscle-fibre characteristics of the human masseter, the medial pterygoid and the temporal muscles. *Archs. oral. Biol.* **28**: 781—795.
- 13) Gans, C. and Bock, W. J. (1965) The functional significance of muscle architecture—a theoretical analysis. *Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch.* **38**: 115—142.
- 14) Gibbs, C. H., Mahan, P. E., Wilkinson, T. M. and Rauderli, A. (1984) EMG activity of the superior belly of the lateral pterygoid muscle in relation to other jaw muscles. *J. Prosthetic Dentistry.* **51**: 691—702.
- 15) Gorniak, G. C. (1986) Correlation between histochemistry and muscle activity of jaw muscles in cats. *J. Appl. Physiol.* **60**: 1393—1400.
- 16) Gross, B. D. and Lipke, D. P. (1979) A technique for percutaneous lateral pterygoid electromyography. *Electromyogr. Clin. Neurophysiol.* **19**: 47—55.
- 17) Guth, L. and Samaha, F. J. (1969) Qualitative differences between actomyosin ATPase of slow and fast mammalian muscle. *Experimental Neurobiol.* **25**: 138—152.
- 18) Hannam, A. G. and Wood, W. W. (1981) Medial pterygoid muscle activity during the closing and compressive phases of human mastication. *Am. J. Phy. Anthropology.* **55**: 359—367.
- 19) Henneman, E. (1968) Peripheral mechanisms involved in the control of muscle. *Medical Physiology.* 12 ed. 1697—1716. The C. V. Mosby Company. Saint Louis.
- 20) Henneman, E. and Olson, C. (1965) Relations between structure and function in the design of skeletal muscles. *J. Neurophysiol.* **28**: 581.
- 21) Hering, S. W., Grimm, A. F. and Grimm, B. R. (1979) Functional heterogeneity in a multipinnate muscle, Amer, J. Anat. **154**: 563—576.
- 22) Juniper, R. P. (1983) Electromyography of the two heads of external pterygoid muscle via the intra-oral route. *Electromyogr. Clin. Neurophysiol.* **23**: 21—33.
- 23) Juniper, R. P. (1984) Temporomandibular joint dysfunction: A theory based upon electromyography.

- graphic studies of the lateral pterygoid muscle. *Bri. J. Oral & Maxillofacial Surgery*. **22**: 1—8.
- 24) Lindman, R., Eriksson, P. O. and Thornell, L. E. (1986) Histochemical enzyme profile of the masseter, temporal and lateral pterygoid muscles of the european hedgehog (*Erinaceus europeus*). *Archs oral Biol*. **31**: 51—55.
  - 25) McNamara, J. A. Jr. (1973) The independent function of the two heads of the lateral pterygoid muscle. *Amer. J. Anat*. **138**: 197—206.
  - 27) Masuda, K., Takahashi, S. and Kuriyama, H. (1974) Studies on the fibre types of the guinea pig masticatory muscles. *Comp. Biochem. Physiol*. **47A**: 1171—1184.
  - 28) Maxwell, L. C., Carlson, D. S., McNamara, J. A. and Faulkner, J. A. (1979) Histochemical characteristics of the masseter and temporalis muscles of the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Anat. Rec*. **193**: 389—402.
  - 29) Maxwell, L. C., McNamara, J. A., Carlson, D. S. and Faulkner, J. A. (1980) Histochemistry of fibres of masseter and temporalis muscles of edentulous monkeys *Macaca mulatta*. *Archs. oral. Biol*. **25**: 87—93.
  - 30) Moller, E. (1966) The chewing apparatus: an electromyographic of the action of the muscles of mastication and its correlation to facial morphology. *Acta Physiol. Scand*. **69**, Suppl. 280: 1—229.
  - 31) Moyers, R. E. (1949) Electromyographic analysis of certain muscles involved in temporomandibular movement. *Amer. J. Orthod*. **36**: 481—515.
  - 32) Pamfjord, S. P. and Ash, M. M. (1971) Occlusion, 2nd ed., p. 12. Saunders, Philadelphia.
  - 33) Ringqvist, M. (1971) Histochemical fiber types and fiber sizes in human masticatory muscles. *Scand. J. dent. Res*. **79**: 366—368.
  - 34) Ringqvist, M. (1973) Fibre sizes of human masseter muscle in relation to bite force, *J. Neurol. Sci*. **19**: 2997—305.
  - 35) Ringqvist, M. (1973) Histochemical enzyme profiles of fibres in human masseter muscles with special regard to fibres with intermediate myofibrillar ATPase reaction. *J. Neurol. Sci*. **18**: 133—141.
  - 36) Ringqvist, M. (1974) Size and distribution of histochemical fibre types in masseter muscle of adults with different states of occlusion. *J. Dent. Res*. **52**: 28—39.
  - 37) Ringqvist, M. (1974) A histochemical of temporal muscle fibers in denture wearers and subjects with natural dentition. *Scaud. J. Dent. Res*. **52**: 28—39.
  - 38) Serratrice, G., Pellissier, J. F., Vignon, C. and Baret, J. (1976) The histochemical profile of the human masseter. *J. Neurol. Sci*. **30**: 189—200.
  - 39) Suzuki, A. (1977) A comparative histochemical study of the masseter muscle of the cattle, sheep, swine, dog, guinea pig, and rat. *Histochemistry*. **51**: 121—131.
  - 40) Tamari, J. W., Tomey, G. F., Ibrahim, M. Z. M., Baraka, A., Jabbur, S. J. and Bahuth, N. (1973) Correlative study of the physiologic and morphologic characteristics of the temporal and masseter muscles of the cat. *J. Dent. Res*. **52**: 538—543.
  - 41) Taylor, A., Cody, F. W. J. and Bosley, M. A. (1973) Histochemical and mechanical properties of the jaw muscles of the cat. *Experimental Neurology*. **38**: 99—199.
  - 42) Ulrich, V., Vogel, A., Pieper, K. S., Scharschmidt, F., Appelt, D. and Schumacher, G. H. (1984) Zur Reaktion der Kaumuskulatur auf unilaterale Okklusionsstörungen Eine experimentelle Untersuchung am Miniaturschwein. *Zahn-, Mund- u. Kieferheilkd*. **72**: 157—176.
  - 44) Wood, W. W. (1986) A functional comparison of the deep and superficial parts of the human anterior temporal muscle. *Dent. Res*. **65**: 924—926.
  - 45) Wood, W. W. (1987) A review of masticatory muscle function. *J. Prosthetic Dentistry*. **57**: 222—232.
  - 46) Wood, W. W. (1986) Medial pterygoid muscle activity during chewing and clenching. *J. Prosthetic Dentistry*. **55**: 615—621.
  - 47) Wood, W. W., Takada, K. and Hannam, A. G. (1986) The electromyographic activity of the inferior part of the human lateral pterygoid muscle during clenching and chewing. *Archs oral Biol*. **31**: 245—253.
  - 48) Yemm, R. (1977) The question of "Resting" tonic activity of motor units in the masseter and temporal muscles in man. *Archs oral Biol*. **22**: 349—351.
  - 49) 神山光男. (1958) 外側翼突筋の活動様式に関する研究. *口病誌*, **25**: 576—595.
  - 50) 河村洋二郎 (1956) 新編口腔生理学(上), 140—176.
  - 51) 井関富雄. (1985) 咬合変化が咬筋に及ぼす影響に関する電顕細胞化学的研究. *日本口腔外科学会雑誌*. **32**: 363—379.
  - 52) 盛文子. (1984) 顎関節症に関する基礎的研究. *弘前医学*. **36**: 197—216.